

## 莱州湾鱼类群落的关键种

杨涛<sup>1,2</sup>, 单秀娟<sup>1,3\*</sup>, 金显仕<sup>1,3</sup>, 陈云龙<sup>1</sup>, 吴强<sup>1,3</sup>, 刘文辉<sup>4</sup>

(1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 农业部海洋渔业可持续发展重点实验室,

山东省渔业资源与生态环境重点实验室, 山东 青岛 266071;

2. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

3. 青岛海洋科学与技术国家实验室,

海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266235;

4. 青岛市崂山区海洋与渔业局, 山东 青岛 266061)

**摘要:** 关键种对群落结构稳定性起着决定作用, 它的筛选对于整个生态系统的研究都具有重要的理论和实际意义。本研究基于2011年5月对莱州湾渔业底拖网数据, 以摄食关系为基础构建了莱州湾鱼类群落种间相互作用关系网, 运用网络分析法计算了该关系网的13种重要性指数及Key Player Problem参数( $F$ 、 ${}^D F$ 和 ${}^D R$ )。根据13种指数的排序结果、聚类信息和3个Key Player Problem参数, 对莱州湾鱼类群落的关键种进行了筛选。结果显示, 13种重要性指数可划分为4个信息组: a ( $D$ 、 $CC$ 、 $IC$ 、 $TI'$ 和 $TI''$ )即基本信息组、b ( $D_{in}$ 、 $H_{in}$ 和 $K_t$ )即信息输入组、c ( $D_{out}$ 、 $H_{out}$ 和 $K_b$ )即信息输出组和d ( $BC$ 和 $K$ )即信息控制组。细纹狮子鱼( $D$ 、 $D_{in}$ 、 $BC$ 、 $CC$ 、 $IC$ 、 $H_{in}$ 、 $TI'$ 、 $TI''$ 、 $K$ 、 $K_t$ 、 $F$ 、 ${}^D F$ 和 ${}^D R$ )和六丝矛尾虾虎鱼( $D_{out}$ 、 $H_{out}$ 和 $K_b$ )在莱州湾鱼类群落的网络分析结果中处于最高地位, 密切联系着群落的其他种群, 控制着群落的结构和能流, 属于群落的关键种, 其中细纹狮子鱼是关键捕食者, 控制着群落中其他重要食物竞争者和捕食者密度, 六丝矛尾虾虎鱼是关键被捕食者, 通过维持捕食者的密度来限制其他被捕食者的密度。

**关键词:** 关键种; 食物网; 网络分析法; 莱州湾

**中图分类号:** S 931.1

**文献标志码:** A

物种间的相互作用对生态系统的稳定发挥了重要作用, 并且某些物种直接决定了生态系统的结构和功能, 当把这些物种从生态系统中移除, 生态系统中的其他物种都会受到直接或间接影响, 可能导致生态系统受到破坏, 甚至崩溃。对于生态系统中这些物种的研究, 1966年Paine<sup>[1]</sup>提出关键种(keystone species)的概念, 认为关键种的消失对生态系统功能和过程的影响远大于其他物种。此后, 生态学家又提出了关键种的普遍性特征: 第一, 关键种的微小变化将导致群落或生态系统发生较大的变化<sup>[2]</sup>; 第二, 关键

种对生态系统功能的贡献比例要大于其他物种<sup>[3]</sup>。目前, 关键种的研究已引起了生态学界的广泛关注, 成为国际该领域的研究热点之一<sup>[4-5]</sup>。

近年来, 在我国乃至全球范围内, 渔业资源普遍衰退, 资源结构发生了很大的变化, 渔业生物多样性正经受着前所未有的胁迫和影响<sup>[6]</sup>。如何有效地减缓生物多样性的丧失速率, 维持群落结构的稳定性, 成为生态学家迫切关心的问题。关键种理论是开展生物多样性保护的基础<sup>[7-8]</sup>, 将关键种作为群落优先保护和养护的目标, 是一种最大程度解决生物多样性保护问题的方法<sup>[9-12]</sup>。因此, 关键种的筛选对于生物多样

收稿日期: 2015-12-10 修回日期: 2016-06-05

资助项目: 国家重点基础研究发展计划(2015CB453303); 鳌山科技创新计划(2015ASKJ02-05); 基本科研业务费(20603022016003); 山东省泰山学者专项

通信作者: 单秀娟, E-mail: shanxj@ysfri.ac.cn

性保护和生态系统结构与功能的研究都具有重要的理论及实际意义。目前,国外学者对生态系统关键种的筛选开展了广泛研究,包括控制模拟实验法<sup>[13]</sup>、物种相互作用相对重要性法<sup>[14]</sup>、群落重要性指数法<sup>[15]</sup>、网络分析法<sup>[16-19]</sup>和Ecopath with Ecosim模型法<sup>[20-21]</sup>等。国内学者对水域生态系统关键种研究仅见蒋晓辉等<sup>[22]</sup>对黄河干流水生生态系统关键物种的识别和张豫等<sup>[23]</sup>对东江干流(惠州段)水生生态系统关键物种优先保护顺序的研究,在海洋生态系统中未见相关报道。本研究基于2011年5月对莱州湾渔业底拖网数据,以鱼类摄食关系为基础构建莱州湾鱼类群落种间相互作用关系网,运用网络分析法计算该种间关系网重要性指数,包括点度(degree,  $D$ )、入度(in-degree,  $D_{in}$ )、出度(out-degree,  $D_{out}$ )、中间中心性(betweenness centrality,  $BC$ )、接近中心性(closeness centrality,  $CC$ )、信息中心性(information centrality,  $IC$ )、胡贝尔影响指数(Hubbell influence,  $H$ )包括输入影响力( $H_{in}$ )和输出影响力( $H_{out}$ )、拓扑重要性指数(topological importance index,  $TI$ )、关键性指数(keystone indices,  $K$ )、上行关键指数(bottom-up keystone index,  $K_b$ )和下行关键指数(top-down keystone index,  $K_t$ ),以及key player problem参数,包括离散度(fragmentation,  $F$ )、距离权重离散度(distance-weighted fragmentation,  $^dF$ )和距离权重可达度(distance-weighted reach,  $^dR$ ),筛选莱州湾鱼类群落的关键种,以期为莱州湾渔业资源的保护和利用提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验数据来源

渔业数据取自2011年5月莱州湾渔业底拖网数据(图1)。调查船为“鲁昌渔4193”(350 kW),

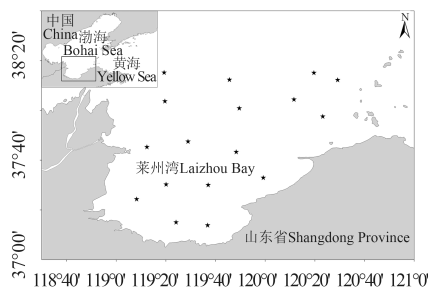


图1 莱州湾渔业调查站位

Fig. 1 Sampling stations in Laizhou Bay

调查网具为单船底拖网,网口周长30.6 m,拖曳时网口宽度8 m,网囊网目20 mm,定点站位拖网1 h,平均拖速3 kn。

鱼类对饵料生物的摄食具有选择性,这是鱼类长期适应的结果,不受水域环境中该种饵料生物丰度波动的影响<sup>[24]</sup>。因此,本研究主要基于鱼类种群间的摄食关系构建莱州湾鱼类群落种间相互作用关系网。

### 1.2 实验方法

采用Pianka<sup>[25]</sup>提出的相对重要性指数( $IRI$ )作为鱼类优势度的指标:

$$IRI = (N + W) \times F$$

式中,  $N(\%)$ 为某种鱼类占捕获鱼类个体总数的百分比,  $W(\%)$ 为某种鱼类占捕获鱼类总重量的百分比,  $F(\%)$ 为某种鱼类在调查中的出现频率。 $IRI$ 值大于1000时为优势种, 50~1000为常见种,与优势种一起合称为鱼类群落的重要成分<sup>[26]</sup>。

网络分析法中的中心性指数在海洋生态系统中得到广泛运用,从简单点度分析<sup>[27]</sup>到复杂群落结构分析<sup>[17, 28-30]</sup>,从生态系统的食物网研究<sup>[31-32]</sup>到海洋生态动力学研究<sup>[33]</sup>。本研究中所用指数:点度( $D$ )描述与物种存在摄食关系的物种数量,包括入度( $D_{in}$ )和出度( $D_{out}$ ),即被捕食者种类数量和捕食者种类数量<sup>[34]</sup>;中间中心性( $BC$ )定量分析物种对群落内信息交换的控制能力,  $BC$ 越大物种对群落内信息交换的控制能力越强,对维持群落结构的稳定就越关键<sup>[34]</sup>;接近中心性( $CC$ )定量测量物种传递信息的优势程度,  $CC$ 越大物种在群落的信息传递中越具有优势,能够将群落信息以最快速度传到其他物种<sup>[34-35]</sup>;信息中心性( $IC$ )定量测量物种对任意两个相连物种之间信息传递能力,  $IC$ 越大物种对任意两个相连物种之间信息传递的捕捉能力越强,越容易对群落中其他物种间的信息交流产生影响<sup>[36-37]</sup>;胡贝尔影响指数( $H$ ),包括输入影响力( $H_{out}$ )和输出影响力( $H_{in}$ ),即物种对其他种类的影响程度和物种受到其他种类的影响程度,其中 $H_{out}$ 越大物种对群落的影响力就越大,  $H_{in}$ 越大物种受群落的影响力越大<sup>[38]</sup>;拓扑重要性指数( $TI$ )定量描述物种信息的扩散能力,  $TI$ 越大物种信息扩散能力越大<sup>[17]</sup>;关键性指数( $K$ )定量描述物种在食物网中的重要性,包括上行关键指数( $K_b$ )和下行关键指数( $K_t$ ),即上行控制效应和下行控制效应<sup>[16]</sup>; KPP

运算(key player problem)定量测量物种对群落结构的影响,包括两个运算法则,即KPP-1用于优先选择在删除一定数量的种类后能够使群落结构的离散程度最大,包含离散度( $F$ )和距离权重离散度( ${}^D F$ ),其中 $F$ 和 ${}^D F$ 越大说明当被筛选出的种群从群落中消失时,群落结构受影响程度越大;KPP-2用于优先选择一定数量的种类能够将某些信息最大范围地传递到其他种类,其参数为距离权重可达度( ${}^D R$ ), ${}^D R$ 越大说明被筛选出的种群能够将信息最大范围地传递到群落的其他种群<sup>[39]</sup>。主要计算公式如下:

$$D_i = D_{in,i} + D_{out,i}$$

式中, $D_i$ 为点 $i$ 的点度中心度,即种 $i$ 的捕食者及被捕食者种类的总数; $D_{in,i}$ 为点入度,即种 $i$ 的被捕食者种类数量; $D_{out,i}$ 为点出度,即种 $i$ 的捕食者种类数量。

$$BC_i = \frac{2 \times \sum_{j < k} \frac{g_{jk}(i)}{g_{jk}}}{(N-1)(N-2)}$$

$$CC_i = \frac{N-1}{\sum_{j=1}^N d_{ij}}$$

$$IC_i = \left[ \frac{1}{n} \sum_j \frac{1}{I_{ij}} \right]^{-1}$$

式中, $N$ 为调查中出现种类数, $i \neq k$ , $i \neq j$ 且 $j < k$ , $g_{jk}$ 表示种 $j$ 和种 $k$ 之间存在的最短路径的数量, $g_{jk}(i)$ 表示种 $j$ 和种 $k$ 之间存在的经过第三个种 $i$ 的捷径数目, $d_{ij}$ 为点 $i$ 和 $j$ 之间的捷径距离, $I_{ij}=1/d_{ij}$ 。

$$TI_i^n = \frac{\sum_{m=1}^n \sigma_{m,i}}{n} = \frac{\sum_{m=1}^n \sum_{j=1}^N a_{m,ji}}{n}$$

式中, $a_{m,ji}$ 为物种 $i$ 能经过 $m$ 步到达物种 $j$ 时,物种 $i$ 对物种 $j$ 的影响; $TI_i^n$ 为物种 $i$ 经过 $n$ 步时对鱼类群落拓扑结构影响的重要性指数。

$$K_b(i) = \frac{1 + K_b(j)}{m(i)(j)}$$

式中, $K_b(i)$ 为种 $i$ 的上行关键指数; $K_b(j)$ 为种 $j$ 的上行关键指数;物种 $j$ 为物种 $i$ 的直接捕食者; $m(i)(j)$ 为物种 $j$ 的直接被捕食者种类数量。

$$K_t(i) = \frac{1 + K_t(j)}{n(i)(j)}$$

式中, $K_t(i)$ 为种 $i$ 的下行关键性指数; $K_t(j)$ 为种 $j$ 的下行关键性指数; $n(i)(j)$ 为物种 $j$ 的直接捕食者种

类数量。

$$K(i) = K_b(i) + K_t(i)$$

式中, $K(i)$ 为种 $i$ 的关键性指数。

Borgatti<sup>[39]</sup>开发了一款可以计算多种指数的软件,KeyPlayer 1.44,包含KPP-1和KPP-2两个运算法则。其中两个运算法则的理论依据有所不同,KPP-1:优先选择在删除一定数量的种类后能够使群落结构的离散程度最大;KPP-2:优先选择一定数量的种类能够将某些信息以最快速度的传递到其他所有物种。

#### ① KPP-1

$$F = 1 - \frac{\sum_i s_i (s_i - 1)}{N(N-1)}$$

式中, $F$ 为群落离散度,取值(0,1), $F$ 越接近于1,离散度就越大; $s_i$ 为种 $i$ 在第 $i$ 次离散群体中的种数。

$${}^D F = 1 - \frac{2 \sum_{i>j} \frac{1}{d_{ij}}}{N(N-1)}$$

式中, ${}^D F$ 为群落的距离加权离散度,取值(0,1), ${}^D F$ 越接近于1,群落的距离加权离散度就越大; $d_{ij}$ 为点 $i$ 与点 $j$ 之间的距离。

#### ② KPP-2

$${}^D R = \frac{\sum_j \frac{1}{d_{Mj}}}{N}$$

式中, ${}^D R$ 为距离加权可达度,取值(0,1), ${}^D R$ 越接近于1,群落 $d_{Mj}$ 为一列点 $M$ 到任何一个点 $j$ 的距离。

本研究中涉及的统计、分析及图表通过统计分析软件SPSS 20.0,Primer 5.0和SigmaPlot 12.5,作图软件ArcGis 9.0和Gephi 0.8.2,网络分析软件Ucinet 6(<http://www.analytictech.com/>),CoSbiLab Graph 1.0(<http://www.cosbi.eu/>)和Keyplayer 1.44 (<http://www.analytictech.com/>)来完成,其中Ucinet 6计算 $D$ 、 $D_{out}$ 、 $D_{in}$ 、 $BC$ 、 $CC$ 、 $IC$ 、 $H_{out}$ 和 $H_{in}$ ,CoSbiLab Graph 1.0计算 $TI^l$ 、 $TI^r$ 、 $K$ 、 $K_b$ 和 $K_t$ ,Keyplayer 1.44计算 $F$ 、 ${}^D F$ 和 ${}^D R$ 。

## 2 结果

### 2.1 种类组成和优势种

2011年5月共捕获鱼类29种,隶属于6目19科29属(表1),其中鲈形目种类最多,有8科15属

表 1 莱州湾鱼类群落组成

**Tab. 1 Fish community in Laizhou Bay**

目 order	科 family	属 genus	种 species
刺鱼目 Gasterosteiformes	1	1	1
鲈形目 Pleuronectiformes	3	4	4
鲱形目 Clupeiformes	2	3	3
鲑形目 Salmoniformes	1	1	1
鲈形目 Perciformes	8	15	15
鲉形目 Scorpaeniformes	4	5	5

15种, 其次为鲉形目4科5属5种, 再次为鲈形目3科4属4种, 鲱形目2科3属3种; 刺鱼目和鲑形目种类最少, 均为1种。

优势种为矛尾虾虎鱼(*Chaeturichthys stigmatias*)、方氏云鲷(*Pholis fangi*)、绯鳊(*Callionymus beniteguri*)和矛尾复虾虎鱼(*Acanthogobius hasta*)(表2)。

表 2 莱州湾重要鱼种组成

**Tab. 2 The important fish species list in Laizhou Bay**

种类 species	N/%	W/%	F/%	IRI
矛尾虾虎鱼 <i>C. stigmatias</i>	17.87	14.02	76.47	2438.96
方氏云鲷 <i>P. fangi</i>	16.49	9.8	82.35	2164.97
绯鳊 <i>C. beniteguri</i>	15.63	12.97	41.18	1177.91
矛尾复虾虎鱼 <i>A. hasta</i>	9.72	21.11	35.29	1088.39

2.2 摄食关系

本次调查出现的丝虾虎鱼(*Cryptocentrus filifer*)、纹缟虾虎鱼(*Tridentiger trignocephalus*)、银鲷(*Pampus argenteus*)、中颌棱鯷(*Thryssa mystax*)和钟馗虾虎鱼(*Tridentiger barbatus*)与其他鱼类无直接摄食关系。因此, 上述种类在研究种间相互作用关系网中不作为研究对象, 实际分析中仅包含了24种主要鱼类(图2)。

$D$ 反映了与物种存在摄食关系的物种数量,  $D_{in}$ 和 $D_{out}$ 分别是与物种有关的被捕食者种类和捕食者种类数量(表3)。通过分析可知, 细纹狮子鱼(*Liparis tanakae*)、褐牙鲷(*Paralichthys olivaceus*)、黄盖鲈(*Pseudopleuronectes yokohamae*)、许氏平鲷(*Sebastes schlegelii*)和石鲈(*Kareius bicoloratus*)在群落中属于顶级捕食者; 黄鲫(*Setipinna taty*)、斑鲈(*Konosirus punctatus*)、方氏云鲷、绯鳊、六丝矛尾虾虎鱼(*Amblychaeturichthys hexanema*)、中华栉孔虾虎鱼(*Ctenotrypauchen chine-*

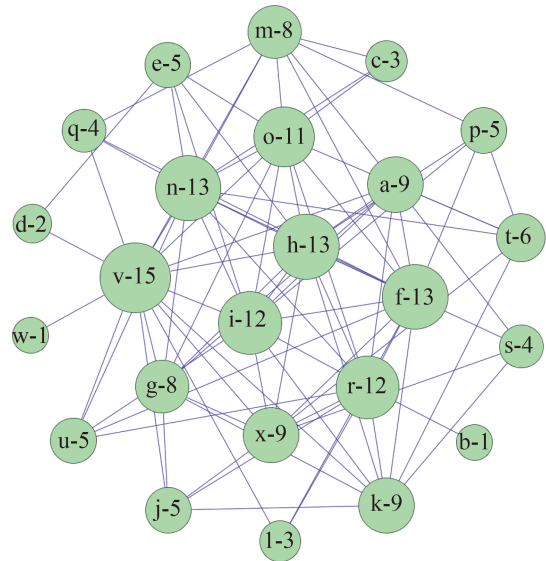


图 2 莱州湾鱼类种间相互作用关系网

1~15代表点度( $D$ ), 即代表与该种类具有联系的种类数量; a. 黄鲫; b. 斑鲈; c. 大银鱼; d. 尖海龙; e. 许氏平鲷; f. 鲷; g. 大泷六线鱼; h. 叫姑鱼; i. 小黄鱼; j. 长绵鲷; k. 方氏云鲷; l. 绯鳊; m. 矛尾复虾虎鱼; n. 六丝矛尾虾虎鱼; o. 矛尾虾虎鱼; p. 中华栉孔虾虎鱼; q. 红狼牙虾虎鱼; r. 褐牙鲷; s. 石鲈; t. 黄盖鲈; u. 短吻红舌鲷; v. 细纹狮子鱼; w. 小杜父鱼; x. 玉筋鱼

Fig. 2 The interspecific interaction network of fish species in Laizhou Bay

The number from 1 to 15 denotes the Degree; a. *Setipinna taty*; b. *Konosirus punctatus*; c. *Protosalanx chinensis*; d. *Syngnathus acus*; e. *Sebastes schlegelii*; f. *Platycephalus indicus*; g. *Hexagrammos otakii*; h. *Johnius belengerii*; i. *Larimichthys polyactis*; j. *Zoarces elongatus* Kner; k. *P. fangi*; l. *C. beniteguri*; m. *A. hasta*; n. *Amblychaeturichthys hexanema*; o. *C. stigmatias*; p. *Ctenotrypauchen chinensis*; q. *Odontamblyopus rubicundus*; r. *Paralichthys olivaceus*; s. *Kareius bicoloratus*; t. *Pseudopleuronectes yokohamae*; u. *Cynoglossus joyneri*; v. *Liparis tanakae*; w. *Cottiusculus gonzez*; x. *Ammodytes personatus*

nsis)、尖海龙(*Syngnathus acus*)、小杜父鱼(*Cottiusculus gonzez*)和玉筋鱼(*Ammodytes personatus*)位于食物链的基层, 作为饵料鱼被其他种类捕食。细纹狮子鱼可摄食的鱼类高达15种, 占总数的62.5%, 在群落中处于最高水平; 褐牙鲷、鲷(*Platycephalus indicus*)、小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)、大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)、叫姑鱼(*Johnius belengerii*)、矛尾复虾虎鱼和黄盖鲈可摄食5种以上的鱼类。六丝矛尾虾虎鱼被13种鱼类捕食, 占被捕食种类68.4%, 矛尾虾虎鱼、黄鲫、玉筋鱼、方氏云鲷和叫姑鱼等可被7种以上的鱼类捕食。

2.3 中心指数

细纹狮子鱼的 $D$ 、 $D_{in}$ 、 $H_{in}$ 、 $CC$ 、 $TI'$ 、 $TI''$ 、

表3 莱州湾鱼类群落结构重要性的网络指数

Tab. 3 Network indices of the importance of fish community structure in Laizhou Bay

	<i>D</i>	<i>D<sub>out</sub></i>	<i>D<sub>in</sub></i>	<i>BC</i>	<i>CC</i>	<i>IC</i>	<i>H<sub>out</sub></i>	<i>H<sub>in</sub></i>	<i>K</i>	<i>K<sub>b</sub></i>	<i>K<sub>t</sub></i>	<i>TI<sup>1</sup></i>	<i>TI<sup>2</sup></i>												
<b>v</b>	15	<b>n</b>	13	<b>v</b>	15	<b>v</b>	23.05	<b>v</b>	71.88	<b>v</b>	3.21	<b>n</b>	22.8	<b>v</b>	22.17	<b>v</b>	8.81	<b>n</b>	7.91	<b>v</b>	8.81	<b>v</b>	3.39	<b>v</b>	2.22
<b>f</b>	13	<b>o</b>	10	<b>r</b>	12	<b>r</b>	12.73	<b>h</b>	69.7	<b>h</b>	3.08	<b>o</b>	12.22	<b>r</b>	20.39	<b>n</b>	7.91	<b>o</b>	2.06	<b>r</b>	6.48	<b>r</b>	2.47	<b>n</b>	1.78
<b>h</b>	13	<b>a</b>	9	<b>f</b>	11	<b>n</b>	9.43	<b>n</b>	69.7	<b>f</b>	3.08	<b>a</b>	11	<b>i</b>	12.59	<b>r</b>	6.48	<b>k</b>	1.97	<b>i</b>	3.45	<b>n</b>	1.88	<b>f</b>	1.77
<b>n</b>	13	<b>k</b>	9	<b>i</b>	9	<b>h</b>	7.46	<b>i</b>	67.65	<b>n</b>	3.08	<b>k</b>	10.94	<b>e</b>	11.17	<b>i</b>	3.8	<b>x</b>	1.97	<b>f</b>	3.44	<b>f</b>	1.85	<b>h</b>	1.74
<b>i</b>	12	<b>x</b>	9	<b>g</b>	7	<b>f</b>	7.16	<b>f</b>	65.71	<b>i</b>	3.03	<b>x</b>	10.94	<b>f</b>	10.94	<b>f</b>	3.68	<b>a</b>	1.51	<b>e</b>	2.41	<b>h</b>	1.59	<b>r</b>	1.74
<b>r</b>	12	<b>h</b>	7	<b>h</b>	6	<b>o</b>	5.82	<b>o</b>	65.71	<b>r</b>	3.01	<b>p</b>	8.75	<b>g</b>	6.88	<b>e</b>	2.41	<b>h</b>	1.01	<b>m</b>	2.04	<b>i</b>	1.41	<b>i</b>	1.61
<b>o</b>	11	<b>p</b>	5	<b>m</b>	6	<b>i</b>	4.57	<b>r</b>	63.89	<b>o</b>	2.95	<b>h</b>	6.38	<b>m</b>	5.13	<b>m</b>	2.22	<b>p</b>	0.96	<b>g</b>	1.17	<b>o</b>	1.41	<b>o</b>	1.49
<b>a</b>	9	<b>u</b>	4	<b>t</b>	6	<b>a</b>	3.54	<b>a</b>	62.16	<b>a</b>	2.79	<b>u</b>	4.63	<b>s</b>	4.63	<b>o</b>	2.14	<b>u</b>	0.41	<b>h</b>	0.72	<b>m</b>	1.21	<b>k</b>	1.21
<b>k</b>	9	<b>i</b>	3	<b>e</b>	5	<b>k</b>	3.31	<b>k</b>	60.53	<b>k</b>	2.78	<b>q</b>	4.31	<b>h</b>	4.25	<b>k</b>	1.97	<b>q</b>	0.38	<b>t</b>	0.72	<b>k</b>	1.13	<b>x</b>	1.21
<b>x</b>	9	<b>j</b>	3	<b>s</b>	4	<b>x</b>	3.31	<b>x</b>	60.53	<b>x</b>	2.78	<b>l</b>	3.38	<b>t</b>	4.25	<b>x</b>	1.97	<b>i</b>	0.35	<b>s</b>	0.58	<b>x</b>	1.13	<b>a</b>	1.2
<b>g</b>	8	<b>l</b>	3	<b>c</b>	2	<b>m</b>	3.12	<b>g</b>	58.97	<b>g</b>	2.68	<b>m</b>	2.88	<b>c</b>	2.25	<b>h</b>	1.73	<b>j</b>	0.3	<b>j</b>	0.22	<b>a</b>	1.05	<b>m</b>	1.1
<b>m</b>	8	<b>q</b>	3	<b>j</b>	2	<b>e</b>	1.63	<b>m</b>	58.97	<b>m</b>	2.64	<b>f</b>	2.75	<b>j</b>	2	<b>a</b>	1.51	<b>d</b>	0.27	<b>c</b>	0.18	<b>g</b>	0.84	<b>g</b>	1.06
<b>t</b>	6	<b>d</b>	2	<b>o</b>	1	<b>g</b>	1.25	<b>u</b>	54.76	<b>t</b>	2.4	<b>j</b>	2.75	<b>o</b>	1.5	<b>g</b>	1.24	<b>l</b>	0.26	<b>o</b>	0.08	<b>e</b>	0.83	<b>t</b>	0.79
<b>e</b>	5	<b>f</b>	2	<b>q</b>	1	<b>t</b>	1.05	<b>j</b>	52.27	<b>u</b>	2.25	<b>i</b>	2.5	<b>q</b>	1.5	<b>p</b>	0.96	<b>f</b>	0.23	<b>q</b>	0.08	<b>t</b>	0.7	<b>e</b>	0.71
<b>j</b>	5	<b>m</b>	2	<b>u</b>	1	<b>p</b>	0.45	<b>q</b>	52.27	<b>p</b>	2.22	<b>c</b>	2.44	<b>u</b>	1.5	<b>t</b>	0.72	<b>c</b>	0.2	<b>u</b>	0.08	<b>p</b>	0.53	<b>j</b>	0.67
<b>p</b>	5	<b>b</b>	1	<b>a</b>	0	<b>j</b>	0.37	<b>t</b>	52.27	<b>j</b>	2.22	<b>d</b>	2	<b>a</b>	1	<b>s</b>	0.58	<b>m</b>	0.18	<b>a</b>	0	<b>j</b>	0.5	<b>u</b>	0.66
<b>u</b>	5	<b>c</b>	1	<b>b</b>	0	<b>l</b>	0.31	<b>e</b>	51.11	<b>e</b>	2.18	<b>b</b>	1.5	<b>b</b>	1	<b>j</b>	0.52	<b>b</b>	0.08	<b>b</b>	0	<b>s</b>	0.41	<b>p</b>	0.65
<b>q</b>	4	<b>g</b>	1	<b>d</b>	0	<b>u</b>	0.31	<b>p</b>	51.11	<b>q</b>	2.01	<b>g</b>	1.5	<b>d</b>	1	<b>u</b>	0.49	<b>g</b>	0.07	<b>d</b>	0	<b>u</b>	0.39	<b>q</b>	0.53
<b>s</b>	4	<b>w</b>	1	<b>k</b>	0	<b>d</b>	0.21	<b>l</b>	48.94	<b>s</b>	1.98	<b>w</b>	1.5	<b>k</b>	1	<b>q</b>	0.45	<b>w</b>	0.07	<b>k</b>	0	<b>q</b>	0.35	<b>s</b>	0.52
<b>c</b>	3	<b>e</b>	0	<b>l</b>	0	<b>s</b>	0.14	<b>s</b>	46.94	<b>l</b>	1.74	<b>e</b>	1	<b>l</b>	1	<b>c</b>	0.38	<b>e</b>	0	<b>l</b>	0	<b>c</b>	0.29	<b>l</b>	0.4

注: 1. 加粗字母的含义同图2, 下同; 2. 对各指数排序, 且仅列出前20的物种

Notes: 1. The bold letters are the same as Figure 2, the same below; 2. ordering the indices from big to small, and only list the top 20 species in the table

*BC*和*IC*最大, 分别为15、15、22.17、71.88、3.39、2.22、23.05和3.21, 说明群落中与其存在摄食关系的种类最多, 受群落的影响最大, 并且细纹狮子鱼在群落中传递信息的速度最快、信息的扩散能力最大、对群落内信息交换的控制能力最强、最容易对其他种类间的信息交流产生影响。六丝矛尾虾虎鱼的*D<sub>out</sub>*和*H<sub>out</sub>*最大, 分别为13和22.8, 说明六丝矛尾虾虎鱼在群落中的捕食者最多, 对群落的影响最大(表3)。

2.4 关键性指数

24种鱼类中*K*和*K<sub>t</sub>*的最高值均是细纹狮子鱼, 分别为8.81和8.81(表3), 可知*K*全部来自*K<sub>t</sub>*(*K*=*K<sub>t</sub>*), 所以细纹狮子鱼对群落中的能量流动和信息传递影响最大, 且其下行控制效应最

大, 即细纹狮子鱼摄食其他鱼类引起的种间相互作用影响最大。*K<sub>b</sub>*的最高值是六丝矛尾虾虎鱼, 为7.91, 六丝矛尾虾虎鱼对群落的上行控制效应最大, 即六丝矛尾虾虎鱼通过维持捕食者密度引起的对种群间相互作用的影响最大。

2.5 KPP运算

KPP-1: *k*=1, *v*, *F*=0.163和*k*=1, *v*, <sup>0</sup>*F*=0.426 表示在KPP-1中, 将*k*设定为1, 表示从群落中仅筛选出一种物种, 且当物种从群落中消失时能够使群落结构的离散程度最大, 则该物种为*v*, 此时群落的离散度为0.163, 距离权重离散度为0.426, 即从莱州湾鱼类群落中仅筛选一种物种, 且当该物种从群落中消失时群落的稳定性受到破坏的程度最大, 该物种为细纹狮子鱼。KPP-

2:  $k=1$ ,  $v$ ,  ${}^D R=0.826$ , 表示在KPP-2中, 当从群落中仅筛选出一种物种, 且该物种能够将信息最大范围的传递到群落的其他种群, 则该物种为细纹狮子鱼, 此时信息的距离权重可达度为0.826。因此, 细纹狮子鱼对莱州湾鱼类群落结构的稳定和种间信息的传递起决定作用。

### 2.6 不同指数关系分析

本研究以莱州湾食物网为基础, 计算出13个定量描述拓扑结构中节点重要性的网络指数, 结合KPP运算的计算结果, 确定鱼类群落关键种(表4)。为进一步讨论不同指数表达的信息是否相同或相近, 本研究通过对各指数进行Kendall相关性分析, 若具有较强的相关性则表达信息相近, 反之则不同。然后再通过分层聚类划分13种指数的聚类等级。Kendall等级相关性分析结果显示(表5),  $D$ 、 $BC$ 、 $CC$ 、 $IC$ 、 $TI'$ 、 $TI''$ 和 $K$ 两

表4 莱州湾鱼类群落的KP-sets分布( $k=1, 2, 3, 4, 5$ )

Tab. 4 The KP-sets of the fish community ( $k=1, 2, 3, 4, 5$ ) in Laizhou Bay

KPP	k	The KP-set for k						
KPP-1	1	v					$F$	0.163
	2	v	r				$F$	0.312
	3	v	r	f			$F$	0.446
	4	v	r	f	e		$F$	0.565
	5	v	r	f	e	h	$F$	0.62
KPP-2	1	v					${}^D F$	0.426
	2	v	r				${}^D F$	0.48
	3	v	r	f			${}^D F$	0.541
	4	v	r	f	e		${}^D F$	0.581
	5	v	r	f	i	n	${}^D F$	0.632
	1	v					${}^D R$	0.826
	2	v	n				${}^D R$	0.938
	3	v	o	h			${}^D R$	0.979
	4	v	o	h	r		${}^D R$	1
	5	v	o	h	r	i	${}^D R$	1

表5 莱州湾24种鱼类13个指数的Kendall等级相关性

Tab. 5 Kendall rank correlations between 13 indices among 24 fish species in Laizhou Bay

	$D_{out}$	$D_{in}$	$BC$	$CC$	$IC$	$H_{out}$	$H_{in}$	$TI'$	$TI''$	$K$	$K_b$	$K_t$
$D$	0.249	0.431**	0.883**	0.922**	0.972**	0.246	0.360*	0.901**	0.970**	0.791**	0.229	0.392*
$D_{out}$		-0.428**	0.235	0.310*	0.265	0.932**	-0.463**	0.173	0.227	0.130	0.954**	-0.430**
$D_{in}$			0.366*	0.352*	0.396*	-0.414**	0.925**	0.475**	0.436**	0.462**	-0.419**	0.942**
$BC$				0.816**	0.844**	0.211	0.328*	0.881**	0.875**	0.766**	0.194	0.368*
$CC$					0.934**	0.302*	0.298	0.793**	0.887**	0.693**	0.282	0.330*
$IC$						0.269	0.326*	0.836**	0.914**	0.721**	0.234	0.350*
$H_{out}$							-0.463**	0.165	0.217	0.108	0.880**	-0.431**
$H_{in}$								0.421**	0.366	0.479**	-0.453**	0.958**
$TI'$									0.907**	0.867**	0.175	0.460**
$TI''$										0.799**	0.216	0.406**
$K$											0.141	0.518**
$K_b$												-0.421**

注: \*在 $P<0.05$ 水平(双侧)上相关性显著; \*\*在 $P<0.01$ 水平(双侧)相关性显著

Notes: \*. Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed); \*\*. Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed)

两之间成极显著正相关( $P<0.01$ ),  $D_{in}$ 、 $H_{in}$ 和 $K_t$ 两两之间成极显著正相关关系( $P<0.01$ ),  $D_{out}$ 、 $H_{out}$ 和 $K_b$ 两两之间成极显著正相关关系( $P<0.01$ ), 而 $D_{in}$ 、 $H_{in}$ 和 $K_t$ 分别与 $D_{out}$ 、 $H_{out}$ 和 $K_b$ 呈极显著负相关关系( $P<0.01$ )。相似性等级聚类结果显示可将13个指数细分为4组(图3): a( $D$ 、 $CC$ 、 $IC$ 、 $TI'$ 和 $TI''$ )即基本信息组, 描述物种在拓扑结构中的位置信息; b( $D_{in}$ 、 $H_{in}$ 和 $K_t$ )即信息输入组, 包括被捕食者种类、受群落的影响力和下行控制效应; c( $D_{out}$ 、 $H_{out}$ 和 $K_b$ )即信息输出组, 捕食者

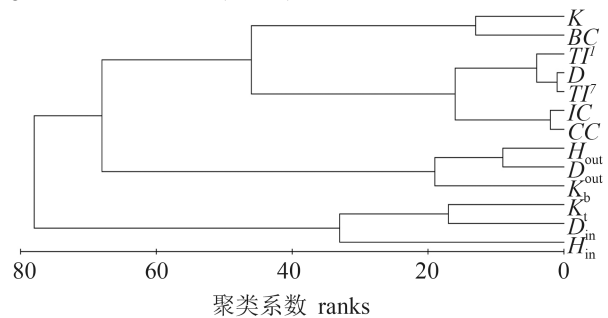


图3 莱州湾鱼类13个指数的相似性等级聚类排名

Fig. 3 Cluster analysis dendrogram based on Kendall similarity between the 13 network indices in Laizhou Bay

种类、对群落的影响力和上行控制效应; d(BC和K)即信息控制组, 物种对群落内信息交换和能量流动的控制的能力。

在a组中D、CC、IC、TI<sup>1</sup>和TI<sup>7</sup>, D与TI<sup>7</sup>(Kendall t=0.970)的相关性大于D与TI<sup>1</sup>(Kendall t=0.901)的相关性, 其中黄鲫、斑鲦、大银鱼(*Protosalanx chinensis*)、尖海龙、大泷六线鱼、叫姑鱼、小黄鱼、长绵鳎(*Zoarces elongatus*)、方氏云鳎、绯鲮、矛尾虾虎鱼、中华栉孔虾虎鱼、红狼牙虾虎鱼(*Odontamblyopus rubicundus*)、石鲈、黄盖鲈、短吻红舌鳎(*Cynoglossus joyneri*)、小杜父鱼和玉筋鱼的拓扑重要性指数随传递距离逐渐增大, 许氏平鲈、鲮、矛尾复虾虎鱼、六丝矛尾虾虎鱼、褐牙鲆和细纹狮子鱼随传递距离逐渐减小(图4)。当n=1, R<sup>2</sup>=0.8531; n=3, R<sup>2</sup>=0.9729; n=5, R<sup>2</sup>=0.9882; n=7, R<sup>2</sup>=0.9923, 即鱼类种群拓扑重要性指数与种间摄食关系数量的相关性随信息传递距离的增加而增加(图5)。

综上所述, 本研究以莱州湾鱼类群落24种鱼类为基础计算出的13个指数(D、D<sub>out</sub>、D<sub>in</sub>、BC、CC、IC、H<sub>out</sub>、H<sub>in</sub>、TI<sup>1</sup>、TI<sup>7</sup>、K、K<sub>b</sub>和K<sub>t</sub>), 根据每个指数由大到小排名(表3), 并结合KPP运算结果获得的种群组(表4), 取各指数值中

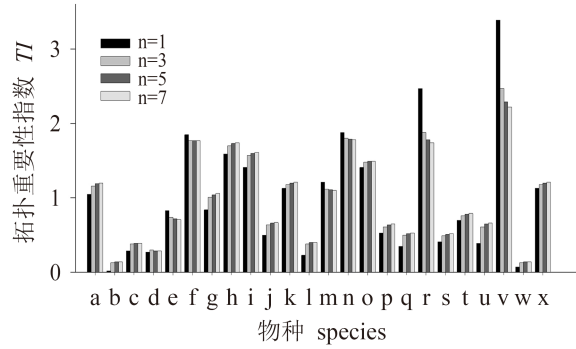


图4 基于TI<sup>n</sup>每种鱼类对其他种类的影响(n=1, 3, 5, 7)  
Fig. 4 The assessment of the effects of each fish species on others based on the TI

最大的种类作为本研究的关键种<sup>[17]</sup>, 可确定细纹狮子鱼(D、D<sub>in</sub>、BC、CC、IC、H<sub>in</sub>、TI<sup>1</sup>、TI<sup>7</sup>、K、K<sub>t</sub>、F、<sup>D</sup>F和<sup>D</sup>R)和六丝矛尾虾虎鱼(D<sub>out</sub>、H<sub>out</sub>和K<sub>b</sub>)为莱州湾鱼类群落的关键种。

### 3 讨论

关键种对群落结构稳定性起着决定作用, 关键种的筛选对于整个生态系统的研究都具有重要的理论和实际意义。如何确定关键种成为

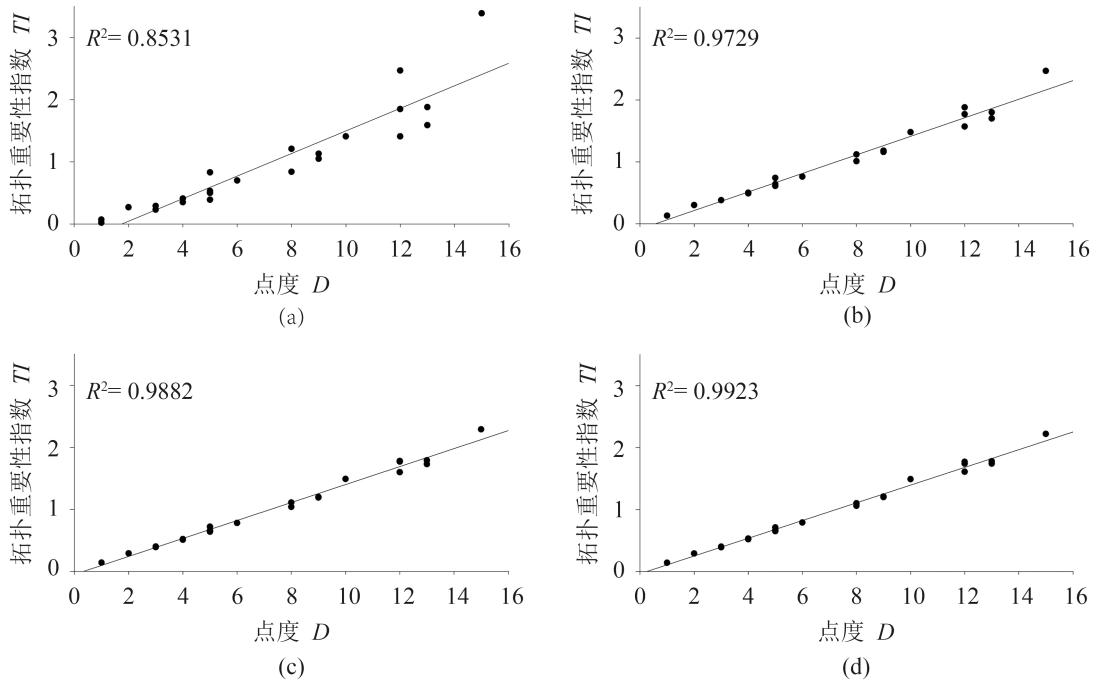


图5 TI<sup>n</sup>与D的相关关系  
Fig. 5 The correlations between TI<sup>n</sup> and D

(a)n=1; (b)n=3; (c)n=5; (d)n=7

当前群落生态研究的热点问题。Power等<sup>[15]</sup>基于淡水生态系统的去除实验,提出运用群落重要性指数(community importance, CI)衡量物种在群落或生态系统中的重要性,由于操作性较差等原因未被广泛应用。Jordán等<sup>[16]</sup>基于食物网建立的关键性指数,既考虑了同一营养级物种之间的影响,又考虑了物种在食物网中的上行和下行效应。然而依据摄食关系建立的拓扑结构是一个复杂的网络结构,包括了种间的直接和间接影响,即有向能量流动和双向信息交换。因此,若要计算出关键种就必须依靠能够定量描述物种重要性的网络指数<sup>[17]</sup>。Vasas等<sup>[19]</sup>运用网络分析法确定了条纹石鲷(*Morone saxatilis*)和浅湾小鲷(*Anchoa mitchilli*)是切萨皮克湾内的关键种,并且条纹石鲷和浅湾小鲷在切萨皮克湾生态系统的结构和稳定中发挥了重要作用。本研究以摄食关系为基础构建的鱼类种间相互作用关系网,运用网络分析法计算,结合不同的指数分析,确定了细纹狮子鱼和六丝矛尾虾虎鱼是莱州湾鱼类关键种。细纹狮子鱼主要摄食六丝矛尾虾虎鱼、黄鲫和方氏云鲷等营养级较低的鱼类,并依此来控制群落中其他重要竞争者和捕食者的密度;而六丝矛尾虾虎鱼主要摄食甲壳类和桡足类,在鱼类群落中作为被捕食者被其他物种捕食,其优势度仍旧较高(*IRI*为248.21),并通过限制捕食者的种群密度而调节其他被捕食者的种群密度。

关键种种群的稳定性直接决定了群落的稳定性,进而决定其所在生态系统的稳定,若把关键种从其所在生态系统中移除,其他物种都会受到直接或间接影响,进而对生态系统发生作用。本研究中运用KPP运算验证了某种渔业种类的移除给鱼类群落结构造成的影响,如当细纹狮子鱼从莱州湾鱼类群落中移除时,该群落原有的稳定结构受到破坏的程度最大。如选KPP-1,  $k=5$ ,  ${}^D F=0.632$ , 小黄鱼、六丝矛尾虾虎鱼、鲮、细纹狮子鱼、褐牙鲂从莱州湾鱼类群落同时移除时,六丝矛尾虾虎鱼才会对莱州湾鱼类群落的结构和稳定性发挥作用;如选KPP-2,  $k=2$ ,  ${}^D R=0.938$ 时,仅从群落中筛选出2种鱼类,即细纹狮子鱼和六丝矛尾虾虎鱼,已能够将信息最大范围地传递到群落的其他种类;KPP运算是基于信息的双向传递进行的,这些结果可能与决定筛选出六丝矛尾虾虎鱼的指数全部是来自信

息输出组有关,即捕食者种类、对群落的影响力和上行控制效应等有向指数对其起了决定作用。另外,当考虑种间的间接影响时,莱州湾鱼类群落有75%的物种影响力会随传递距离的增加而增加,如黄鲫、斑鲈、大银鱼等,仅有许氏平鲈、鲮、矛尾复虾虎鱼、六丝矛尾虾虎鱼、褐牙鲂和细纹狮子鱼的影响力会随传递距离的增加而降低;并且物种信息影响力与其摄食种类的相关性会随信息传递距离的增加而增加(图5),即 $n=1$ ,  $R^2=0.8531$ ;  $n=3$ ,  $R^2=0.9729$ ;  $n=5$ ,  $R^2=0.9882$ ;  $n=7$ ,  $R^2=0.9923$ 。在莱州湾生态系统中,当信息传递达到一定距离时( $n \geq 3$ ),可以用物种的摄食种类关系度(*D*)衡量其拓扑重要性(*TI*),在切萨皮克湾生态系统的研究中有类似结果<sup>[19]</sup>。

但若从社会经济因素考虑出发,鱼类群落中某些关键种(如细纹狮子鱼)的大量存在可能成为渔业资源结构最优化的障碍,是否可实现在关键种和其他经济种类的平衡,并调节鱼类群落向维持生态系统的稳定,实现渔业资源可持续利用的方向演替。因此,只有厘清关键种对鱼类群落结构组成的调控机制,才能更好地使渔业资源被可持续的开发及利用,这是未来在关键种研究中值得关注的问题。

#### 参考文献:

- [1] Paine R T. Food web complexity and species diversity[J]. *The American Naturalist*, 1966, 100(910): 65-75.
- [2] Sanford E. Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature[J]. *Science*, 1999, 283(5410): 2095-2097.
- [3] Heywood V H. *Global Biodiversity Assessment*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1995: 275-326.
- [4] Berg S, Christianou M, Jonsson T, *et al.* Using sensitivity analysis to identify keystone species and keystone links in size-based food webs[J]. *Oikos*, 2011, 120(4): 510-519.
- [5] Cottee-Jones H E W, Whittaker R J. Perspective: The keystone species concept: A critical appraisal[J]. *Frontiers of Biogeography*, 2012, 4(3): 117-127.
- [6] 金显仕, 单秀娟, 郭学武, 等. 长江口及其邻近海域渔业生物群落结构特征[J]. *生态学报*, 2009, 29(9): 4761-4772.



- Jin X S, Shan X J, Guo X W, *et al.* Community structure of fishery biology in the Yangtze River estuary and its adjacent waters[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(9): 4761-4772 (in Chinese).
- [ 7 ] Mills L S, Soulé M E, Doak D F. The keystone-species concept in ecology and conservation[J]. *BioScience*, 1993, 43(4): 219-224.
- [ 8 ] 王献溥. 生态系统中关键种的确定在生物多样性保护和利用上的作用[J]. *植物学通报*, 1990, 7(1): 10-12.
- Wang X P. The role of determining key species of the ecosystem in the conservation and utilization of the biodiversity[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1990, 7(1): 10-12 (in Chinese).
- [ 9 ] Burkey T V. Extinction in nature reserves: The effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments[J]. *Oikos*, 1989, 55(1): 75-81.
- [10] Hixon M A, Brostoff W N. *Damselfish* as keystone species in Reverse: Intermediate disturbance and diversity of Reef Algae[J]. *Science*, 1983, 220(4596): 511-513.
- [11] Soulé M E, Simberloff D. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves[J]. *Biological Conservation*, 1986, 35(1): 19-40.
- [12] 陈清潮. 保护海洋关键物种与可持续发展[J]. *绿叶*, 2012(10): 35-38.
- Chen Q C. Conservation and sustainable development of marine keystone species[J]. *Green Leaf*, 2012(10): 35-38 (in Chinese).
- [13] Paine R T. A note on trophic complexity and community stability[J]. *The American Naturalist*, 1969, 103(929): 91-93.
- [14] Tanner J E, Hughes T P, Connell J H. Species coexistence, keystone species, and succession: A sensitivity analysis[J]. *Ecology*, 1994, 75(8): 2204-2219.
- [15] Power M E, Tilman D, Estes J A, *et al.* Challenges in the quest for keystones[J]. *BioScience*, 1996, 46(8): 609-620.
- [16] Jordán F, Takács-Sánta A, Molnár I. A liability theoretical quest for key stones[J]. *Oikos*, 1999, 86(3): 453-462.
- [17] Jordán F, Liu W C, Davis A J. Topological keystone species: Measures of positional importance in food webs[J]. *Oikos*, 2006, 112(3): 535-546.
- [18] Jordán F, Liu W C, Mike Á. Trophic field overlap: A new approach to quantify keystone species[J]. *Ecological Modelling*, 2009, 220(21): 2899-2907.
- [19] Vasas V, Jordán F. Topological keystone species in ecological interaction networks: Considering link quality and non-trophic effects[J]. *Ecological Modelling*, 2006, 196(3-4): 365-378.
- [20] Libralato S, Christensen V, Pauly D. A method for identifying keystone species in food web models[J]. *Ecological Modelling*, 2006, 195(3-4): 153-171.
- [21] Ortiz M, Levins R, Campos L, *et al.* Identifying keystone trophic groups in benthic ecosystems: Implications for fisheries management[J]. *Ecological Indicators*, 2013, 25: 133-140.
- [22] 蒋晓辉, 刘晓燕, 张曙光, 等. 黄河干流水生态系统关键物种的识别[J]. *人民黄河*, 2005, 27(10): 1-3.
- Jiang X H, Liu X Y, Zhang S G, *et al.* Distinguishing key species of aquatic ecosystem of the main Yellow River[J]. *Yellow River*, 2005, 27(10): 1-3 (in Chinese).
- [23] 张豫, 郭凤清, 胡顺军, 等. 东江干流(惠州段)水生生态系统关键物种的优先保护顺序[J]. *安徽大学学报(自然科学版)*, 2013, 37(5): 100-108.
- Zhang Y, Guo F Q, Hu S J, *et al.* Priority of conservation of keystone species of aquatic ecosystem in Huizhou reach of the Dongjiang main river[J]. *Journal of Anhui University (Natural Science Edition)*, 2013, 37(5): 100-108 (in Chinese).
- [24] 陈大刚. 渔业资源生物学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997: 80-100.
- Chen D G. *Fishery Resources Biology*[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1997: 80-100 (in Chinese).
- [25] Pianka E R. Ecology of the agamid lizard *Amphibolurus isolepis* in Western Australia[J]. *Copeia*, 1971, 1971(3): 527-536.
- [26] 朱鑫华, 杨纪明, 唐启升. 渤海鱼类群落结构特征的研究[J]. *海洋与湖沼*, 1996, 27(1): 6-13.
- Zhu X H, Yang J M, Tang Q S. Study on characteristics of fish community structure in Bohai Sea[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1996, 27(1): 6-13 (in Chinese).
- [27] Wasserman S, Faust K. *Social Network Analysis: Methods and Applications (Structural Analysis in the Social Sciences)*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1994: 94-120.
- [28] Jordán F, Liu W C, Van Veen J F. Quantifying the

- importance of species and their interactions in a host-parasitoid community[J]. *Community Ecology*, 2003, 4(1): 79-88.
- [29] Jordán F, Báldi A. Short Communication: Systems-based conservation and conflicts between species protection programs[J]. *Web Ecology*, 2013, 13(1): 85-89.
- [30] Estrada E. Characterization of topological keystone species: Local, global and "meso-scale" centralities in food webs[J]. *Ecological Complexity*, 2007, 4(1-2): 48-57.
- [31] Jordán F. Keystone species and food webs[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, 364(1524): 1733-1741.
- [32] Sridhar H, Jordán F, Shanker K. Species importance in a heterospecific foraging association network[J]. *Oikos*, 2013, 122(9): 1325-1334.
- [33] Jordán F, Scotti M, Mike Á, *et al.* Strong asymmetrical inter-specific relationships in food web simulations[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2014, 512: 89-98.
- [34] Freeman L C. Centrality in social networks conceptual clarification[J]. *Social Networks*, 1978-1979, 1(3): 215-239.
- [35] Okamoto K, Chen W, Li X Y. Ranking of closeness centrality for large-scale social networks[M]//Preparata F P, Wu X D, Yin J P. *Frontiers in Algorithmics*. Berlin Heidelberg: Springer, 2008: 186-195.
- [36] Stephenson K, Zelen M. Rethinking centrality: Methods and examples[J]. *Social Networks*, 1989, 11(1): 1-37.
- [37] Estrada E, Fox M, Higham D J, *et al.* *Network Science: Complexity in Nature and Technology*[M]. London: Springer, 2010: 13-29.
- [38] Hubbell C H. An input-output approach to clique identification[J]. *Sociometry*, 1965, 28(4): 377-399.
- [39] Breiger R, Carley K, Pattison P, *et al.* *Dynamic Social Network Modeling and Analysis: Workshop Summary and Papers*[M]. Washington: The National Academies Press, 2003: 241-252.

## Keystone species of fish community in the Laizhou Bay

YANG Tao<sup>1,2</sup>, SHAN Xiujuan<sup>1,3\*</sup>, JIN Xianshi<sup>1,3</sup>, CHEN Yunlong<sup>1</sup>, WU Qiang<sup>1,3</sup>, LIU Wenhui<sup>4</sup>

- (1. Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture; Shandong Provincial Key Laboratory of Fishery Resources and Eco-environment, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071;
2. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306;
3. Function Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266235;
4. Ocean and Fishery Bureau of Laoshan District of Qingdao City, Qingdao 266061)

**Abstract:** Keystone species play a decisive role in community structure and stability, and the key species study has both important theoretical and practical significance for the entire ecosystem. In this paper, we tried to screen out the fishery key species from the fish community in the Laizhou Bay based on the bottom trawl survey data in May, 2011. Firstly, we established a relationship network of the 24 fish species according to the predation relationships among fish populations. Then 13 network important indices were calculated using the Ucinet 6 and CoSbiLab Graph1.0 software. A hierarchical clustering was conducted to show the relationships between 13 network indices, and 3 Key Player Problem parameters were calculated using keyplayer1.44 programme. The result showed these 13 indices can be divided into 4 different information groups: a ( $D$ ,  $CC$ ,  $IC$ ,  $TI^l$  and  $TI^r$ ), basic information group; b ( $D_{in}$ ,  $H_{in}$  and  $K_t$ ), input information group; c ( $D_{out}$ ,  $H_{out}$  and  $K_b$ ), output information group; d ( $BC$  and  $K$ ), control information group. The species were identified as the key species based on the information of 13 indices and 3 Key Player Problem parameters. *Liparis tanakae* ( $D$ ,  $D_{in}$ ,  $BC$ ,  $CC$ ,  $IC$ ,  $H_{in}$ ,  $TI^l$ ,  $TI^r$ ,  $K$ ,  $K_t$ ,  $F$ ,  ${}^D F$  and  ${}^D F$ ) and *Amblychaeturichthys hexanema* ( $D_{out}$ ,  $H_{out}$  and  $K_b$ ) had the highest rank among the 24 study species, and closely tied to others in the fish community, controlled the structure and energy flow of the community, indicating that they were the key species in fish community in the Laizhou Bay. And *L. tanakae* was the key predator which could control the density of the predators and other competitors in fish community while *A. hexanema* was the key prey which could restrict the density of other prey species by maintaining the density of the predator.

**Key words:** keystone species; food web; network analysis method; Laizhou Bay

**Corresponding author:** SHAN Xiujuan. E-mail: shanxj@ysfri.ac.cn

**Funding projects:** National Basic Research Program of China (2015CB453303); Aoshan Science and Technology Innovation Programme (2015ASKJ02-05); Fundamental Research Funds for the Central Institutes (20603022016003); Taishan Scholar Program of Shandong Province